

Influences génétiques sur les processus d'adaptation et le comportement alimentaire chez le porc

La mobilisation des processus adaptatifs peut avoir des conséquences défavorables sur le bien-être des animaux (considérations éthiques) et sur la production ou la qualité des produits (considérations économiques). Jusqu'à présent, les solutions ont été recherchées par des actions sur l'environnement et la conduite des animaux. La connaissance des influences génétiques sur les processus d'adaptation permet cependant d'envisager la sélection des animaux sur ces critères.

Cet article passe en revue les données disponibles chez le porc, concernant l'influence des facteurs génétiques sur différents aspects des réponses adaptatives, comportementales et biologiques. La première partie est consacrée aux processus généraux de réactivité, que l'on regroupe le plus souvent sous le terme de stress. La réactivité inclut les réponses comportementales de nature émo-

tionnelle, ainsi que les interactions sociales et les relations homme-animal, et les réponses neuroendocriniennes, parmi lesquelles l'axe corticotrope a été l'objet d'un grand nombre d'études. Les travaux les plus récents nous rapprochent de la connaissance de certains mécanismes moléculaires qui sous-tendent les différences individuelles observées dans le fonctionnement de ce système neuroendocrinien. La deuxième partie est consacrée au comportement alimentaire, largement étudié chez le porc. Les paramètres génétiques de différents critères de comportement alimentaire ainsi que les corrélations entre ces critères et les performances de croissance sont décrits. L'influence du type génétique sur la prise alimentaire est également abordée.

Résumé

Pour répondre aux stimulations provoquées par son environnement, l'animal sollicite en permanence ses capacités adaptatives, dans ses composantes comportementales et biologiques. On peut distinguer des aspects spécifiques (comportements alimentaires, sexuels, sociaux par exemple) et des aspects plus généraux regroupés sous le terme de réponses émotionnelles ou stress. Tous ces mécanismes sont influencés par des facteurs génétiques, le plus souvent de nature polygénique, à l'exception notable du syndrome de stress aigu du porc qui résulte d'une mutation autosomale récessive. De nombreuses études mettent en évidence des différences entre races : elles concernent la réactivité comportementale, les interactions sociales, la réponse de l'axe corticotrope au stress, ou encore le comportement alimentaire. Ces études intègrent parfois l'estimation des paramètres génétiques et notamment l'héritabilité de ces caractères. Enfin, les méthodes de génétique moléculaire permettent l'exploration fine des mécanismes de ces influences génétiques. Ainsi, le gène du récepteur à la ryanodine a-t-il été identifié pour son implication dans le syndrome de stress aigu du porc. L'utilisation de marqueurs moléculaires pour la sélection des animaux présente également des perspectives prometteuses, comme le montrent les recherches de locus à effets quantitatifs (QTL) pour les caractères en rapport avec les processus d'adaptation.

1 / Stress et adaptation

Différentes réponses, comportementales et biologiques, sont mises en œuvre de façon non spécifique dans une grande variété de situations qui présentent une menace pour l'équilibre de l'organisme. Les réponses comportementales considérées ici sont très générales, regroupées sous le terme de réponses émotionnelles. Les réponses biologiques concernent principalement l'axe corticotrope (ou axe hypothalamo-hypophyso-surréna-

lien), qui libère en périphérie les corticostéroïdes (cortisol et aldostérone), et le système nerveux autonome, en particulier sa branche orthosympathique, qui agit sur les tissus cibles par la noradrénaline libérée par les terminaisons nerveuses sympathiques, et par l'adrénaline libérée dans le courant sanguin (avec de la noradrénaline) par la glande médullosurrénale (Mormède 1995). Ces réponses sont le plus souvent initiées par des stimulations de l'environnement, qu'il soit physique, social ou humain, et certaines situations de transition, particulièrement contraignantes, sont source de stress intense. C'est le cas par exemple du sevrage du porcelet, des périodes de mise bas, lactation et sevrage pour la truie, du transport ainsi que de la période qui précède l'abattage. Les réponses sont très variables selon le patrimoine génétique des individus, mais peuvent être aussi fortement marquées par l'expérience individuelle, en particulier pendant les périodes de développement (voir Ramos et Mormède 1998, Mormède *et al* 2002, pour revues). Après avoir présenté le cas particulier du stress aigu du porc, qui a été l'objet d'un grand nombre d'études, les processus plus généraux de l'adaptation seront analysés dans leurs aspects comportementaux puis biologiques.

1.1 / Le syndrome de stress aigu

La génétique du stress chez le porc a été dominée par l'étude du syndrome de stress aigu ou hyperthermie maligne. Chez les animaux sensibles, tout état de stress peut provoquer un syndrome d'hyperthermie maligne qui se caractérise par d'intenses contractures musculaires donnant une rigidité généralisée de la musculature, une élévation rapide de la température, une acidose métabolique des tissus, une cyanose, et peut aboutir à la mort. Le syndrome peut aussi être déclenché par l'inhalation d'halothane, anesthésique gazeux. Les animaux sensibles portent une mutation dans un gène codant pour une protéine impliquée dans les échanges de calcium au niveau du réticulum sarcoplasmique, et connue sous le nom de récepteur à la ryanodine (Fujii *et al* 1991). Cette mutation a une fréquence élevée dans certaines races telles que le porc de Piétrain. La transmission est autosomale récessive. La réactivité comportementale générale et l'activité de l'axe corticotrope sont peu affectées par le génotype des animaux, mais la réactivité physiologique au stress est fortement influencée par l'allèle de sensibilité (n) (Dantzer et Mormède 1978, Mormède et Dantzer 1978, Häggendal *et al* 1988, Nyberg *et al* 1988, Weaver *et al* 2000). A l'abattage, cet allèle conduit à la formation de viandes dites PSE (pour *pale, soft and exsudative*), avec une chute rapide du pH, du fait d'une activation excessive de la glycogénolyse dans le muscle (Monin *et al* 1981, Lister 1987). Dans tous les cas connus, les troubles résultent d'une mobilisation excessive du calcium intramusculaire, déclenchée par des facteurs d'environnement (mélanges d'animaux, transport...).

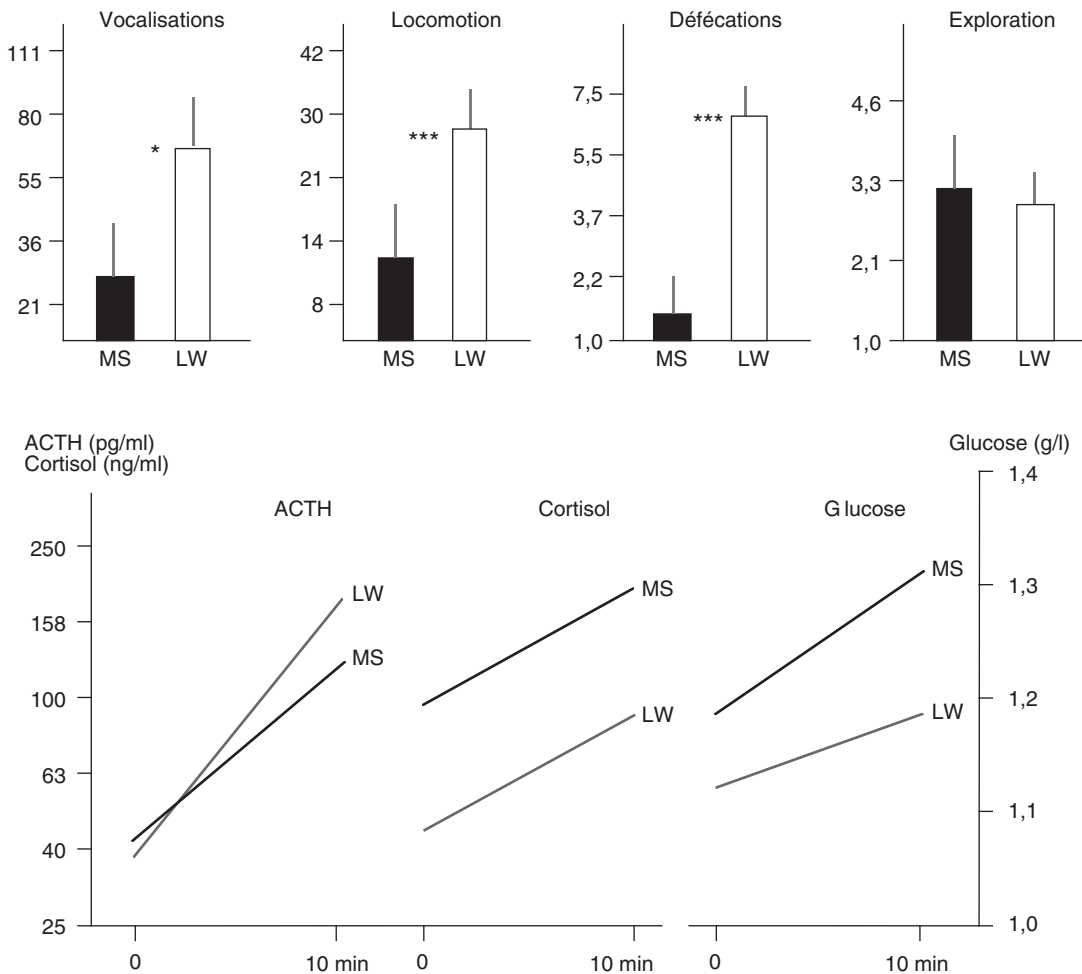
1.2 / Réactivité comportementale

La réactivité comportementale peut être mesurée dans différents tests, la plupart issus de la psychologie expérimentale. Le plus classique est le test d'environnement nouveau connu sous le terme open field (Fraser 1974). L'animal est placé individuellement dans un environnement nouveau, son comportement est quantifié (activité motrice et exploratoire, vocalisations, élimination fécale et urinaire) et on peut aussi mesurer la réponse émotionnelle végétative (rythme cardiaque) et neuroendocrinienne (dosages hormonaux dans le sang ou la salive). Les différences observées entre races (figure 1) ou entre apparentés montrent l'influence de facteurs génétiques (Mormède *et al* 1984, Von Borell et Ladevig 1992, Désautés *et al* 1997). Beilharz et Cox (1967) ont calculé une héritabilité plutôt faible pour l'activité locomotrice (0,16). La distribution normale du caractère dans une population F2 issue de deux races très éloignées (porc Large White très actif et porc Meishan peu actif) suggère que le contrôle du caractère est polygénique (Mormède *et al* 1994). Barnett *et al* (1988) ont montré que la sélection pour la performance de croissance augmentait l'activité motrice en environnement nouveau sans modifier l'activité exploratoire, ce qui suggère l'existence d'un lien entre les caractéristiques de réactivité comportementale et de production.

De nombreux autres aspects de la réactivité comportementale ont été explorés, sans qu'il y ait eu le plus souvent des analyses génétiques poussées. C'est ainsi que Hessing *et al* (1993) ont mis au point un test mesurant l'immobilité tonique chez le porcelet (« backtest »). Les animaux les moins immobiles dans ce test sont aussi plus actifs en open field et différent pour divers paramètres de réactivité physiologique et neuroendocrinienne, ainsi que pour leurs caractéristiques de production (Hessing *et al* 1994a et 1994b, Erhard et Mendl 1999, Ruis *et al* 2000). Par exemple, Van Erp-van der Kooij *et al* (2000) ont montré que les animaux les plus actifs dans le backtest ont des carcasses plus maigres et mieux classées.

Les interactions sociales représentent un aspect particulier de la réactivité comportementale. Des différences entre races dans la distribution et le nombre de dommages sur carcasses (résultat des bagarres) permettent de conclure que les races porcines blanches sont plus agressives que les pigmentées (Hagelsø Giersing *et al* 1996). L'expression de la dominance sociale chez le porc présente des effets de l'ascendance paternelle et du type génétique significatifs (McGlone *et al* 1998). Jonsson (1990) estime l'héritabilité du statut social à 0,46 pour les mâles et 0,25 pour les femelles. Dans cette étude, les corrélations phénotypiques intra portée de Landrace danois sont faibles entre le statut social et la vitesse de croissance ou l'épaisseur de gras sur les flancs (<0,16) et quasi nulles entre le statut social et le poids à la naissance, le poids à l'allotement, la surface de la noix de côtelette ou l'odeur sexuelle du verrat. Les

Figure 1. Réponses comportementales et neuroendocriniennes à l'exposition à un nouvel environnement (camionnette de transport à l'arrêt) chez des porcelets Meishan (MS, n=24) et Large White (LW, n=36) âgés de 6 semaines, pendant 10 minutes. Les porcelets MS sont moins actifs (locomotion et vocalisations) que les porcelets LW, mais le temps passé à explorer l'environnement avec le groin ne diffère pas entre les deux races. Pour ce qui concerne les caractéristiques neuroendocriniennes, la différence la plus notable est observée pour les concentrations circulantes de cortisol, qui sont beaucoup plus élevées chez les porcelets MS, en situation de base (temps 0) comme après le stress d'environnement nouveau (temps 10 min). * $P < 0,05$; *** $P < 0,001$. D'après Désautés et al (1999).



corrélations génétiques entre statut social et poids à la naissance, gain moyen quotidien ou épaisseur de lard dorsal sont supérieures à 0,49 en valeur absolue. Elles sont comprises entre -0,10 et -0,22 entre statut social et poids à l'allotement, surface de noix ou odeur sexuelle. De plus l'estimation par Atkins (cité par McGlone *et al* 1998) de l'héritabilité de l'agressivité de porcelets récemment sevrés est nulle.

D'autres études ont analysé les comportements sociaux et agressifs, ainsi que la réaction vis-à-vis de l'homme. Ces différents comportements présentent une grande variabilité entre individus (Lawrence *et al* 1991) et parfois entre races (Terlouw *et al* 1997). Hemsworth *et al* (cités par Mc Glone *et al* 1998) ont estimé une héritabilité de 37,6% pour la peur de l'homme. Par ailleurs, dans une étude visant à mesurer, à l'aide de semence congelée, le progrès génétique réalisé en France en Large White et Landrace en 20 ans de sélection (source ITP 2001), les animaux nés de pères de 1999-2000 tendaient à être moins craintifs que les animaux nés de pères de 1977.

L'un des problèmes qui se posent pour l'utilisation de critères comportementaux dans les schémas de sélection est leur grande diversité : comportements agressifs, peur de l'homme, facilité de manipulation, réactivité générale, sans oublier les comportements spécifiques tels que les comportements alimentaires, maternels, etc. Les recherches actuelles s'orientent vers la mise en évidence de critères synthétiques (« tempéraments »), construits à partir des résultats obtenus dans différents tests et susceptibles de décrire les principales caractéristiques de la réactivité comportementale, selon une démarche déjà mise en œuvre chez l'homme et chez les animaux de laboratoire (Jensen *et al* 1995, Ramos et Mormède 1998, Thodberg *et al* 1999).

1.3 / Réponses physiologiques

La plupart des travaux relatifs aux les variations génétiques des réponses physiologiques au stress concerne l'axe corticotrope, bien que des différences entre races aient aussi été décrites pour les taux circulants ou l'excré-

Les différences entre races montrent que des facteurs génétiques interviennent dans la réponse de stress, dans ses composantes comportementale et physiologique.

tion urinaire des catécholamines (Mormède *et al* 1984, Hay et Mormède 1998). Les différences individuelles des concentrations circulantes de cortisol sont corrélées positivement avec la réactivité du cortex surrénalien à l'ACTH (Zhang *et al* 1990 et 1992, Hennessy *et al* 1998). De fait la réponse à l'ACTH est très variable entre individus, mais bien reproductible pour un individu donné (Von Borell *et al* 1992, Hennessy *et al* 1998). La réactivité de la glande surrénale peut être influencée par le stress chronique (Janssens *et al* 1994 et 1995), mais aussi par des facteurs génétiques. Par analyse de demi-frères sur 357 portées issues de 24 verrats, Hennessy a obtenu une héritabilité de 0,26 pour la réponse à l'ACTH (communication personnelle). Des différences entre races ont été mises en évidence pour de nombreuses caractéristiques fonctionnelles de l'axe corticotrope. C'est ainsi que les porcs de race Meishan présentent une hypercortisolémie par rapport aux animaux Large White ou Yorkshire (Mormède *et al* 1984, Bergeron *et al* 1996, Désautés *et al* 1997, Weiler *et al* 1998, Désautés *et al* 1999, Wise *et al* 2001), qui se traduit par une augmentation de son excrétion urinaire et accompagne une hyperréactivité de la glande surrénale à l'ACTH (Hay et Mormède 1998, Désautés *et al* 1999). Une recherche de locus à effet quantitatif (QTL) a été réalisée dans une population ségrégeante F2 (Meishan x Large White). Elle a permis de détecter plusieurs locus chromosomiques associés aux différences de réactivité neuroendocrinienne (et comportementale) entre ces deux races (Désautés *et al* 2002). L'un de ces locus, situé sur le chromosome 7, explique environ 20 % de la variance des concentrations circulantes de cortisol mesurées après un stress d'environnement nouveau dans cette population ségrégeante. Au niveau de ce locus a été cartographié le gène codant pour la transcortine (ou CBG pour *corticosteroid-binding globulin*), glycoprotéine responsable du transport plasmatique du cortisol. Des résultats récents indiquent que des mutations de ce gène pourraient être le support de la variabilité fonctionnelle de l'axe corticotrope chez le porc Meishan (Ousova 2001) et des études sont en cours dans d'autres races.

Plusieurs locus chromosomiques ont été identifiés comme associés à l'ampleur de la réponse physiologique de stress, ce qui permet d'envisager une sélection.

Les différences de réactivité de la glande surrénale sont associées à des variations des caractéristiques de production. Il existe en effet une relation inverse entre les concentrations circulantes de cortisol atteintes après administration d'ACTH et la vitesse de croissance ou l'efficacité alimentaire (Hennessy et Jackson 1987). Dans une étude récente menée sur un croisement F2 entre les races Duroc et Large White, Foury *et al* (2002) ont mis en évidence une corrélation positive entre l'adiposité des carcasses et le taux de cortisol urinaire, ainsi qu'entre le pH de la viande 24 heures après abattage et les taux de catécholamines urinaires. Ces relations peuvent s'expliquer par les effets connus des glucocorticoïdes et des catécholamines sur les métabolismes. Le cortisol augmente le rapport lipides/protéines de la carcasse par catabolisme protéique, néoglucogenèse et augmentation de la sécrétion d'insuline ; il influence également le comportement alimentaire (Devenport *et al* 1989

et 1990). Les catécholamines ont un effet catabolique sur les réserves énergétiques et l'activation excessive du système nerveux autonome avant l'abattage consomme le glycogène musculaire et réduit ainsi l'acidification *post mortem* du muscle (Monin 1988). Il apparaît donc souhaitable de sélectionner des animaux dont les systèmes de réponse de stress soient peu actifs ou peu réactifs aux stimulations de l'environnement. Cependant, ces systèmes neuroendocriniens jouent un rôle important dans de nombreux processus biologiques. Par exemple, il a été montré récemment que le meilleur indice biologique associé au « mérite génétique de survie du porcelet » était la cortisolémie à la naissance (Leenhouwers *et al* 2002). Des taux élevés de cortisol peuvent en effet favoriser la maturation des tissus et augmenter les réserves énergétiques. Plusieurs auteurs ont décrit l'effet négatif de la sélection pour un taux élevé de viande maigre sur le développement physiologique du porcelet à la naissance et sa survie (Herpin *et al* 1993, McKay 1993). Il est possible qu'il y ait dans ce cas cosélection d'une faible activité de l'axe corticotrope avec des effets négatifs sur la survie des jeunes. Ces différentes conséquences des variations d'activité corticotrope, qui reflètent la diversité des rôles biologiques, doivent être pris en compte pour définir les objectifs de la sélection.

Ceci impliquerait de faire évoluer les objectifs de sélection qui ont, jusque là, essentiellement porté sur les performances de production-reproduction. Récemment néanmoins, des critères de comportement alimentaire ont été inclus dans certains objectifs, sur la base des données décrites dans la seconde partie de cet article.

2 / Comportement alimentaire : paramètres génétiques et influence de la race

Il est important de relever qu'en France, la sélection des porcs se déroule dans un contexte d'alimentation à volonté qui sera sans doute le mode d'alimentation des élevages de production de demain. Or, le porc est une espèce connue pour son importante consommation alimentaire qui peut représenter quotidiennement 5 % du poids vif. Mais la sélection pratiquée contre l'adiposité et pour l'efficacité alimentaire pourrait se traduire par une diminution de l'appétit chez le porc et ce, en raison des corrélations positives entre la quantité d'aliment consommée et l'épaisseur de lard dorsal ou l'indice de consommation. Ceci n'a néanmoins pas été observé en France, puisque la consommation moyenne journalière n'a pas évolué entre 1977 et 2000 pour les races Large White et Landrace Français en sélection collective (Bazin *et al* 2003).

Les phases d'alimentation d'un porc peuvent être décomposées en repas et visites. Il faut cependant noter que la définition d'un repas peut quelque peu varier d'un auteur à l'autre, notamment selon le modèle d'automatisme.

te utilisé pour distribuer l'aliment. Ainsi, pour Von Felde *et al* (1996) et Schulze *et al* (2001), un repas se définit comme une période d'alimentation au cours de laquelle la durée maximum d'interruption de l'animal dans sa consommation est de 40 secondes. Pour Labroue *et al* (1994, 1995, 1996, 1999a et 1999b), un repas regroupe les visites successives à l'automate d'un même animal espacées de moins de 2 minutes. Une visite est décomptée dès que l'animal lève la tête de l'auge.

Les critères de caractérisation du comportement alimentaire des porcs sont : 1) le nombre de repas par jour ou le nombre de visites par jour, 2) la durée de consommation par jour (min), par repas (min) ou par visite (min), 3) la consommation moyenne par jour (CMJ, g), par repas (g) ou par visite (g) et 4) la vitesse d'ingestion (g/min).

2.1 / Héritabilités des critères de comportement alimentaire

Les héritabilités des critères de comportement alimentaire estimées par Labroue *et al* (1996), Von Felde *et al* (1996) et Schulze *et al* (2001) sont assez élevées (comprises entre 0,15 et 0,53 selon le critère et la race). Les héritabilités des critères relatifs aux repas (nombre, durée et consommation moyenne) et à la vitesse d'ingestion sont généralement supérieures à 0,35.

Labroue *et al* (1996) et Schulze *et al* (2001) trouvent également une héritabilité élevée (>0,39) pour la consommation moyenne journalière (CMJ) contrairement à Von Felde *et al* (1996) (0,22). De récentes données françaises (1995-2000) concernant les races Large White, Landrace et Piétrain en sélection collective confirment des héritabilités supérieures à 0,42 pour la CMJ (document interne ITP 2001). Dans la littérature, l'héritabilité de la CMJ d'animaux alimentés à volonté s'échelonne entre 0,16 et 0,62 (Labroue *et al* 1995).

A noter que Hall *et al* (1999) observent des héritabilités plus faibles que les autres auteurs cités pour tous les critères de comportement alimentaire. Dans cette étude, le système d'alimentation utilisé permettait néanmoins une certaine compétition entre animaux.

Tableau 1. Paramètres génétiques estimés dans la race Large White pour les critères moyens de comportement alimentaire. CMJ : consommation moyenne journalière, DCJ : durée moyenne de consommation par jour, VI : vitesse d'ingestion, CMR : consommation moyenne par repas, DMR : durée moyenne des repas, NRJ : nombre de repas par jour. D'après Labroue *et al* (1996).

Caractère	CMJ	DCJ	VI	CMR	DMR	NRJ
CMJ	0,42	0,14	0,49	0,63	0,37	- 0,35
DCJ	0,27	0,36	- 0,78	0,11	0,50	- 0,11
VI	0,41	- 0,70	0,49	0,28	- 0,19	- 0,12
CMR	0,47	0,08	0,25	0,53	0,87	- 0,93
DMR	0,26	0,48	- 0,24	0,84	0,45	- 0,88
NRJ	- 0,19	- 0,05	- 0,10	- 0,86	- 0,80	0,43

Sur la diagonale, en rouge : héritabilités, au-dessus de la diagonale : corrélations génétiques, en dessous de la diagonale : corrélations phénotypiques.

2.2 / Corrélations génétiques et phénotypiques entre critères de comportement alimentaire

Les corrélations génétiques et phénotypiques très élevées (>0,7) entre les différents critères de comportement alimentaire (voir tableau 1 pour exemple) montrent que les animaux faisant peu de repas par jour font aussi des repas plus importants à la fois en volume et en durée (Labroue *et al* 1994, Von Felde *et al* 1996, Hall *et al* 1999, Schulze *et al* 2001). La sélection en faveur de l'appétit devrait conduire à des animaux "mangeurs de gros repas" et à vitesse d'ingestion élevée. Cette sélection ne devrait pas se traduire par l'augmentation de l'agressivité moyenne des porcs puisque les animaux dominants font plus de repas, mangent moins vite et occupent plus longtemps l'automate (Guéblez et Labroue 1996). A l'inverse, une sélection en faveur d'animaux "grignoteurs" conduirait, au moins chez le Landrace (et non chez le Large White), à une diminution de la consommation résiduelle (Labroue *et al* 1999b). La consommation résiduelle se définit comme la quantité d'aliment consommé en plus ou en moins par rapport à l'estimation des besoins d'entretien et de production. Dans leur analyse conjointe de Large White et Landrace, Von Felde *et al* (1996) n'avaient pas mis en évidence cette relation entre nombre de repas par jour et consommation moyenne résiduelle.

2.3 / Corrélations génétiques entre critères de comportement alimentaire et performances de production

La CMJ est, parmi les critères de comportement alimentaire, la plus fortement corrélée aux performances de production d'après les travaux de Labroue *et al* (1996), Von Felde *et al* (1996), Hall *et al* (1999) et Schulze *et al* (2001). Le coefficient de corrélation entre la CMJ et le gain moyen quotidien (GMQ) est, selon les études, compris entre 0,57 et 0,87. Mais il existe une relation défavorable entre la CMJ et la composition corporelle : le coefficient de corrélation entre la CMJ et l'épaisseur de lard dorsal des animaux est supérieur à 0,35 dans les quatre études précitées. Par contre selon l'étude considérée, le coefficient de corrélation entre la CMJ et l'indice de

Les critères de comportement alimentaire ont une héritabilité assez élevée et peuvent être sélectionnés. La consommation journalière d'aliment est d'ailleurs incluse dans certains plans de sélection car c'est le critère le plus fortement corrélé aux performances de production.

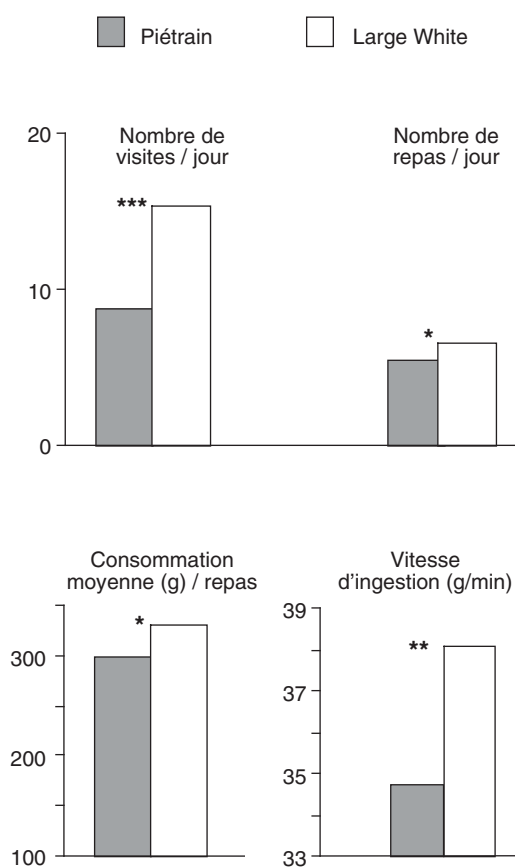
consommation est très variable (de $-0,06$ à $+0,65$) (Labroue *et al* 1995 et 1996, Von Felde *et al* 1996, Hall *et al* 1999, Schulze *et al* 2001). Enfin, les corrélations génétiques entre la CMJ et le rendement de carcasse ou l'indice de qualité de la viande sont nulles ou faibles (Labroue *et al* 1996).

En ce qui concerne la consommation moyenne par repas et la vitesse d'ingestion, les corrélations génétiques avec les performances de production (GMQ, épaisseur de lard dorsal, indice de consommation) varient notablement (de 0 à 0,5) d'une étude à l'autre (Labroue *et al* 1996, Von Felde *et al* 1996, Hall *et al* 1999, Schulze *et al* 2001). Enfin, pour les autres critères de comportement alimentaire (nombre de repas par jour, durée moyenne des repas, durée moyenne de consommation par jour), les corrélations génétiques avec les performances de production sont généralement faibles.

2.4 / Influence du type génétique sur le comportement alimentaire

Il existe des différences importantes entre types génétiques pour le niveau de consommation et les caractéristiques des repas. Labroue *et al* (1994) montrent que les deux races maternelles Large White et Landrace Français présentent des comportements alimentaires assez similaires si ce n'est un plus

Figure 2. Comparaison du comportement alimentaire de porcs Piétrain et Large White. * $P < 0,05$; ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$. D'après Labroue *et al* 1999a.



grand fractionnement des repas, en terme de nombre de visites, chez le Large White (et ce, pour un nombre équivalent de repas par jour). Von Felde *et al* (1996) ne trouvent pas non plus de différence entre les paramètres génétiques Large White et Landrace. Cependant, les animaux Landrace Français modifient leur comportement alimentaire lorsqu'ils sont mélangés à des Large White : ils effectuent moins de repas par jour mais ces repas sont plus longs et de taille plus importante que ceux des animaux en case mono raciale (Labroue *et al* 1994). Des différences sont également observées entre Landrace Néerlandais et Large White (Great Yorkshire) malgré une consommation journalière comparable : nombre de repas plus faible, durée des repas plus longue, consommation par repas plus importante pour le Landrace (Mc Glone *et al* 1998). Le comportement alimentaire des animaux Piétrain est quant à lui très différent (figure 2) : les repas sont beaucoup moins fractionnés que ceux des animaux Large White, moins nombreux et moins importants du fait d'une vitesse d'ingestion beaucoup plus faible (Labroue *et al* 1999a).

2.5 / Influence du gène majeur Hal

Le génotype au locus Hal, responsable du syndrome de stress aigu, influence la consommation d'aliment des animaux : selon les études, cette dernière est réduite de 5 à 10 % chez les animaux nn et de 0 à 7 % chez les hétérozygotes par rapport aux animaux NN (Mc Phee *et al* 1994, Labroue 1995, Tor *et al* 2001). Par ailleurs, dans l'étude de Tor *et al* (2001), les animaux Nn tendent, en fin de croissance, à faire plus de repas et à manger plus longtemps que des animaux NN.

Conclusion

Les réponses de stress mettent en jeu des processus comportementaux et neuroendocriniens qui permettent à l'animal de s'ajuster aux conditions de vie changeantes. Tous les mécanismes impliqués sont influencés par des facteurs génétiques. Bien que certaines mutations aient été mises en évidence dans des gènes majeurs (gène du récepteur à la ryanodine dans le cas du stress aigu du porc), la plupart des variations génétiques observées sont de nature polygénique. La recherche des gènes impliqués permettra éventuellement une sélection plus rapide des allèles favorables. Il sera cependant important au préalable de bien définir le phénotype que l'on souhaite obtenir. S'il semble intéressant de gommer les caractères les plus excessifs, que ce soit au plan comportemental (agressivité, réactivité générale, peur de l'homme par exemple) ou neuroendocrinien (activité de l'axe corticotrope, réactivité du système nerveux autonome), il est important de préserver ces différents mécanismes de l'adaptation qui jouent un rôle important dans un grand nombre de régulations physiologiques.

La prise en compte de critères de comportement alimentaire est, quant à elle, déjà d'actualité en sélection porcine. En effet, bien que

chez le porc en croissance, la prise alimentaire présente d'importantes variations aussi bien intra race qu'entre races, les critères de comportement alimentaire sont assez fortement héréditaires. C'est le cas notamment de la durée moyenne des repas, de la consommation moyenne par repas, de la vitesse d'ingestion ou de la consommation moyenne journalière. Les critères de comportement alimen-

taire sont par ailleurs corrélés, favorablement comme défavorablement, aux performances de croissance. De ce fait, un critère tel que la consommation moyenne journalière est aujourd'hui inclus dans l'objectif de sélection de certaines populations animales sélectionnées afin de couvrir l'accroissement des besoins lié à l'augmentation de la vitesse de croissance.

Références

- Barnett J.L., Hensworth P.H., Cronin G.M., Winfield C.G., McCallum T.H., Newman E.A., 1988. The effects of genotype on physiological and behavioural responses related to the welfare of pregnant pigs. *Applied Animal Behaviour Science*, 20, 287-296.
- Bazin C., Tiger E., Tribout T., Bouffaud M., Madigand G., Boulard J., Deschodt G., Flého J.Y., Guéblez R., Maignel L., Bidanel J.P., 2003. Estimation, par utilisation de semence congelée en élevage de sélection, du progrès génétique réalisé entre 1977 et 2000 dans les races Large White et Landrace Français pour les caractères de croissance, de carcasse et de qualité de la viande. *Journées de la Recherche Porcine en France*, sous presse.
- Beilharz R.G., Cox D.F., 1967. Genetic analysis of open field behavior in swine. *J. Anim. Sci.*, 988-990.
- Bergeron R., Gonyou H.W., Eurell T.E., 1996. Behavioral and physiological responses of Meishan, Yorkshire and crossbred gilts to conventional and turn-around gestation stalls. *Canadian Journal of Animal Science*, 76, 289-297.
- Dantzer R., Mormède P., 1978. Behavioural and pituitary-adrenal characteristics of pigs differing by their susceptibility to the malignant hyperthermia syndrome induced by halothane anesthesia. I - Behavioural measures. *Ann. Rech. Vet.*, 9, 559-567.
- Désautés C., Bidanel J.P., Mormède P., 1997. Genetic study of behavioral and pituitary-adrenocortical reactivity in response to an environmental challenge in pigs. *Physiology and Behavior*, 62, 337-345.
- Désautés C., Sarrieau A., Caritez J.C., Mormède P., 1999. Behavior and pituitary-adrenal function in Large White and Meishan pigs. *Domestic Animal Endocrinology*, 16, 193-205.
- Désautés C., Bidanel J. P., Milan D., Iannucelli N., Amigues Y., Bourgeois F., Caritez J. C., Renard C., Chevalet C., Mormède P., 2002. Genetic linkage mapping of quantitative trait loci for behavioral and neuroendocrine stress response traits in pigs. *Journal of Animal Science*, 80, 2276-85.
- Devenport L., Knehans A., Sundstrom A., Thomas T., 1989. Corticosterone's dual metabolic actions. *Life Science*, 45, 1389-1396.
- Devenport L., Thomas T., Knehans A., Sundstrom A., 1990. Acute, chronic, and interactive effects of type I and II corticosteroid receptor stimulation on feeding and weight gain. *Physiology and Behavior*, 47, 1221-1228.
- Ehrhard H.W., Mendl M., 1999. Tonic immobility and emergence time in pigs. More evidence for behavioural strategies. *Applied Animal Behaviour Science*, 61, 227-237.
- Foury A., Devillers N., Sanchez M.P., Griffon H., Le Roy P., Mormède P., 2002. Genetics, stress hormones, and meat quality in Large White X Duroc pigs. 7th World Congress of Genetics Applied to Livestock Production. Joint WGLAP-FAO Symposium, August 19-23, 2002, Montpellier, France.
- Fraser D., 1974. The vocalizations and other behaviour of growing pigs in an "open field" test. *Applied Animal Ethology*, 1, 3-16.
- Fujii J., Otsu K., Zorzato F., de Leon S., Khanna V. K., Weiler J. E., O'Brien P. J., MacLennan D. H., 1991. Identification of a mutation in porcine ryanodine receptor associated with malignant hyperthermia. *Science*, 253, 448-451.
- Guéblez R., Labroue F., 1996. Consommation et comportement alimentaire : utilisation en sélection porcine. *Techniporc*, 19.2, 37-49.
- Hagelsø Gierring M., Studnitz M., 1996. Characterization and investigation of aggressive behaviour in the pig. *Acta Agriculturae Scandinavica Section A, Animal Science supplement*, 27, 56-60.
- Häggenäl J., Jönsson L., Johansson G., Bjurström S., Carlsten J., 1988. Disordered catecholamine release in pigs susceptible to malignant hyperthermia. *Pharmacology and Toxicology*, 63, 257-261.
- Hall A.D., Hill W.G., Bampton P.R., Webb A.J., 1999. Genetic and phenotypic parameter estimates for feeding pattern and performance test traits in pigs. *Animal Science*, 68, 43-48.
- Hay M., Mormède P., 1998. Urinary excretion of catecholamines, cortisol and their metabolites in Meishan and Large White sows: validation as a non invasive and integrative assessment of adrenocortical and sympathetic axis activity. *Veterinary Research*, 29, 119-128.
- Hennessy D.P., Jackson P.N., 1987. Relationship between adrenal responsiveness and growth rate. (ASPA Committee), 23, Victoria. Australian Pig, Science Association.
- Hennessy M.B., Williams M.T., Miller D.D., Douglas C.W., Voith V.L., 1998. Influence of male and female petters on plasma cortisol and behaviour: can human interaction reduce stress of dogs in a public shelter? *Applied Animal Behaviour Science*, 61, 63-77.
- Herpin P., Le Dividich J., Amaral N., 1993. Effect of selection for lean tissue growth on body composition and physiological state of the pig at birth. *J. Anim. Sci.*, 71, 2645-2653.
- Hessing M.J.C., Hagelso A.M., Van Beek J.A.M., Wiepkema P.R., 1993. Individual behavioural characteristics in pigs. *Applied Animal Behaviour Science*, 37, 285-295.
- Hessing M.J.C., Hagelso A.M., Schouten W.G.P., Wiepkema P.R., Van Beek J.A.M., 1994a. Individual behavioral and physiological strategies in pigs. *Physiology and Behavior*, 55, 39-46.
- Hessing M.J.C., Schouten W.G.P., Wiepkema P.R., Tielen M.J.M., 1994b. Implications of individual behavioural characteristics on performance in pigs. *Livestock Production Science*, 40, 187-196.
- Janssens C.J.J.G., Helmond F.A., Wiegant V.M., 1994. Increased cortisol response to exogenous adrenocorticotrophic hormone in chronically stressed pigs: influence of housing conditions. *J. Anim. Sci.*, 72, 1771-1777.
- Janssens C.J.J.G., Helmond F.A., Wiegant V.M., 1995. Chronic stress and pituitary-adrenocortical responses to corticotropin-releasing hormone and vasopressin in female pigs. *European Journal of Endocrinology*, 132, 479-486.
- Jensen P., Forkman B., Thodbeg K., Köster E., 1995. Individual variation and consistency in piglet behaviour. *Applied Animal Behaviour Science*, 45, 43-52.
- Jonsson P., 1990. Social ranking in pigs and its relation to genotype by environment interaction. *Beretning Fra Statens Husdyrbrugsforsog*, 676, 102.
- Labroue F., 1995. Facteurs de variation génétiques de la prise alimentaire chez le porc en croissance : le point des connaissances. *INRA Productions Animales*, 8, 239-250.
- Labroue F., Guéblez R., Sellier P., Meunier-Salaün M.C., 1994. Feeding behaviour of grouped-housed Large White and Landrace pigs in French central test stations. *Livestock Production Science*, 40, 303-312.
- Labroue F., Sellier P., Guéblez R., Meunier-Salaün M.C., 1996. Estimation des paramètres génétiques pour les critères de comportement alimentaire dans les races Large White et Landrace Français. *Journées de la Recherche Porcine en France*, 28, 23-30.
- Labroue F., Guéblez R., Meunier-Salaün M.C., Sellier P., 1999a. Feed intake behaviour of group-housed Piétrain and Large White growing pigs. *Annales de Zootechnie*, 48, 247-261.

- Labroue F., Maignel L., Sellier P., Noblet J. 1999b. Consommation résiduelle chez le porc en croissance alimenté à volonté. Méthode de calcul et variabilité génétique. Journées de la Recherche Porcine en France, 31, 167-174.
- Lawrence A.B., Terlouw E.M.C., Illius A.W., 1991. Individual differences in behavioural responses of pigs exposed to non-social and social challenges. Applied Animal Behaviour Science, 30, 73-86.
- Leenhouwers J.I., Knol E.F., De Groot P.N., Vos H., Van der Lende T., 2002. Fetal development in the pig in relation to genetic merit for piglet survival. J. Anim. Sci., 80, 1759-1770.
- Lister D., 1987. The physiology and biochemistry of the porcine stress syndrome. In: Tarrant P.V., Eikelenboom G., Monin G. (eds) Evaluation and control of meat quality in pigs, 3-16. Martinus Nijhof Publishers, Boston, MA.
- McGlone J.J., Désautés C., Mormède P., Heup M., 1998. Genetics of behaviour, The Genetics of the Pigs, CAB international, 295-311.
- McKay R.M., 1993. Prewaning losses of piglets as a result of index selection for reduced backfat thickness and increased growth rate. Canadian Journal of Animal Science, 73, 437-442.
- Mc Phee C.P., Daniels L.J., Kramer H.L., Macbeth G.M., Noble J.W., 1994. The effects of selection for lean growth and the halothane allele on growth performance and mortality of pigs in a tropical environment. Livestock Production Science, 38, 117-123.
- Monin G., 1988. Stress d'abattage et qualités de la viande. Recueil de Médecine Vétérinaire, 164, 835-842.
- Monin G., Sellier P., Ollivier L., Goutefongea R., Girard J.P., 1981. Carcass characteristics and meat quality of halothane positive Piétrain pigs. Meat Science, 5, 413-423.
- Mormède P., 1995. Le stress : interaction animal-homme-environnement. Cahiers Agricultures, 4, 275-286.
- Mormède P., Dantzer R., 1978. Behavioural and pituitary-adrenal characteristics of pigs differing by their susceptibility to the malignant hyperthermia syndrome induced by halothane anesthesia 2.- Pituitary-adrenal function. Ann. Rech. Vet., 9, 569-576.
- Mormède P., Dantzer R., Bluthé R.M., Caritez J.C., 1984. Differences in adaptative abilities of three breeds of Chinese pigs. Behavioural and neuroendocrine studies. Genetics Selection Evolution, 16, 85-102.
- Mormède P., Garcia-Belenguer S., Dulluc J., Oliver C., 1994. Independent segregation of a hyperactive hypothalamic-hypophyso-adrenal axis and a reduced behavioural reactivity in pigs. Psychoneuroendocrinology, 19, 305-311.
- Mormède P., Courvoisier H., Ramos A., Marissal-Arvy N., Ousova O., Désautés C., Duclos M., Chaouloff F., Moisan M.P., 2002. Molecular genetic approaches to investigate individual variations in behavioral and neuroendocrine stress responses. Psychoneuroendocrinology, 27, 563-583.
- Nyberg L., Lundström K., Edfors-Lilja I., Rundgren, M., 1988. Effects of transport stress on concentrations of cortisol, corticosteroid-binding globulin and glucocorticoid receptors in pigs with different halothane genotypes. J. Anim. Sci., 66, 1201-1211.
- Ousova O., 2001. Analyse d'un QTL d'hypercortisolémie chez le porc: rôle de la transcortine. Thèse de l'Université de Bordeaux 2.
- Ramos A., Mormède P., 1998. Stress and emotionality: a multidimensional and genetic approach. Neuroscience and Biobehavioural Reviews, 22, 33-57.
- Ruis M.A.W., Te Brake J.H.A., Van de Burgwal J.A., De Jong I.C., Blokhuis H.J., Koolhaas J.M., 2000. Personalities in female domesticated pigs: behavioural and physiological indications. Applied Animal Behaviour Science, 66, 31-47.
- Schulze V., Roehe R., Looft H., Kalm E., 2001. Effects of continuous and periodic feeding by electronic feeders on accuracy of measuring feed intake information and their genetic association with growth performances. Journal of Animal Breeding and Genetics, 118, 403-416.
- Terlouw C., Rybarczyk P., Fernandez X., Blinet P., Talmant A., 1997. Comparaison de la réactivité au stress des porcs de races Large White et Duroc. Conséquences sur des indicateurs de qualité des viandes. Journées de la Recherche Porcine en France, 29, 383-390.
- Thodberg K., Jensen K.H., Herskin M.S., 1999. A general reaction pattern accross situations in prepubertal gilts. Applied Animal Behaviour Science, 63, 103-119.
- Tor M., Estany J., Villalba D., Cubilo D., Tibau j., Soler J., Sanchez A., Noguera J.L., 2001. A within-breed comparison of RYR1 pig genotypes for performance, feeding behaviour, and carcass, meat and fat quality traits. Journal of Animal Breeding and Genetics, 118, 417-427.
- Van Erp-van der Kooij E., Kuijpers A.H., Schrama J.W., Ekkel E.D., Tielen, M.J.M., 2000. Individual behavioural characteristics in pigs and their impact on production. Applied Animal Behaviour Science, 66, 171-185.
- Von Borell E., Ladewig J., 1992. Relationship between behaviour and adrenocortical response pattern in domestic pigs. Applied Animal Behaviour Science, 34, 195-206.
- Von Felde A., Roehe R., Looft H., Kalm E., 1996. Genetic association between feed intake and feed intake behaviour at different stages of growth of group-housed boars. Livestock Production Science, 47, 11-22.
- Weaver S.A., Dixon W.T., Schaefer, A.L., 2000. The effects of mutated skeletal ryanodine receptors on hypothalamic-pituitary-adrenal axis function in boars. J. Anim. Sci., 78, 1319-1330.
- Weiler U., Claus R., Schnoebelen-Combes S., Louveau I., 1998. Influence of age and genotype on endocrine parameters and growth performance: a comparative study in Wild boars, Meishan and Large White boars. Livestock Production Science, 54, 21-31.
- Wise T., Klindt J., Howard H.J., Conley A.J., Ford, J.J., 2001. Endocrine relationships of Meishan and White composite females after weaning and during the luteal phase of the estrous cycle. J. Anim. Sci., 79, 176-187.
- Zhang S.H., Hennessy D.P., Cranwell P.D., 1990. Pituitary and adrenocortical responses to corticotropin-releasing factor in pigs. American Journal of Veterinary Research, 51, 1021-1025.
- Zhang S.H., Hennessy D.P., Cranwell P.D., Noonan G.J., Francis H.J., 1992. Physiological responses to exercise and hypoglycemia stress in pig of differing adrenal responsiveness. Comparative Biochemistry and Physiology A-Comparative Physiology, 103, 695-703.

Abstract

Genetic influences on adaptation and feeding behaviour: available data in pigs.

Adaptation to environmental challenges involves behavioural and neuroendocrine mechanisms, with specific components such as feeding, sexual and social behaviours, and more general processes known as emotional or stress responses. Every such mechanism has been shown to be influenced by genetic factors, most often with a polygenic inheritance, with the noticeable exception of the porcine stress syndrome that follows a monogenic autosomal recessive inheritance. Numerous papers document the differences between breeds in general behavioural reactivity, social and feeding behaviours, and adrenocortical axis function. Some infor-

mation about heritability is also available. Finally, more recent approaches using molecular genetics allow the exploration of molecular mechanisms underlying the genetic influences. These approaches led to the identification of a mutation in the ryanodine receptor gene, responsible for the porcine stress syndrome. In the near future, QTL studies may provide molecular markers linked to adaptation traits, for animal selection.

MERCAT M.-J., MORMEDE P., 2002. Influences génétiques sur les processus d'adaptation et le comportement alimentaire chez le porc. INRA Prod. Anim., 15, 349-356.